© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Die Phylogenie der Gattung *Marmota* (Rodentia, Sciuridae): Ein Stammbaum auf der Basis von DNA-Sequenzdaten

L. Kruckenhauser, E. Haring, W. Arnold & W. Pinsker

Abstract

The genus *Marmota* comprises 6 North American and 8 Eurasian species. In the present work the phylogeny of 11 species was established using the entire sequence of the mitochondrial cytochrome b gene (1140 bp) as a phylogenetic marker. The material for DNA extraction consisted of liver tissue, skins or hairroots. In the species phylogeny deduced from the mitochondrial sequences two distinct clusters become apparent: One cluster consists of the North-west American species, the other contains the Eurasian species together with the North American species *M. monax*. The status of *M. monax* as a member of the Eurasian clade is in accordance with the evolution of chromosome numbers. The results are of special interest with respect to the evolution of social systems in the genus *Marmota* that vary from solitary species (*M. monax*) to highly social species living in family groups (e.g., *M. marmota*). The molecular phylogeny suggests that high sociality has evolved twice independently in the genus *Marmota*.

Stapfia 63,
zugleich Kataloge des OÖ. Landesmuseums,
Neue Folge Nr. 146 (1999), 169-176

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Einleitung

Die Gattung *Marmota* (Murmeltiere) gehört zur Ordnung der Nagetiere und innerhalb dieser zur Familie Sciuridae (Hörnchen) mit *Cynomys* (Präriehunde) und *Spermophilus* (Ziesel) als nächstverwandten Gattungen. Murmeltiere sind ausschließlich auf der Nordhalbkugel zu finden, ihr Verbreitungsgebiet (Abb. 1) bildet einen zirkumpolaren Ring und erstreckt sich von den Pyrenäen in Westeuropa (*M. marmota*) bis nach Labrador im Osten Kanadas (*M. monax*). Mit Ausnahme des nordamerikanischen Waldmurmeltiers sind die Arten an ein Leben in offenem Gelände angepaßt. Dabei werden die Gebirgszonen (Bergsteppen, hochgelegene Bergwüsten und -tundren) bevorzugt, einzig das eurasische Steppenmurmeltier (*M. bobak*) ist auf die Grassteppe als Lebensraum spezialisiert. Insgesamt wurden 14 Arten beschrieben, davon leben 6 in Nordamerika und 8 in Eurasien (BARASH 1989, BIBIKOV 1996). Die Arten sind morphologisch wenig voneinander differenziert, was auf eine relativ rezente Aufspaltung hinweist (Abb. 2). Dies ist auch Ursache für Widersprüche in der Murmeltiertaxonomie und für die bis dato weitgehend ungeklärten Verwandtschaftsverhältnisse innerhalb der Gattung (Abb. 3).

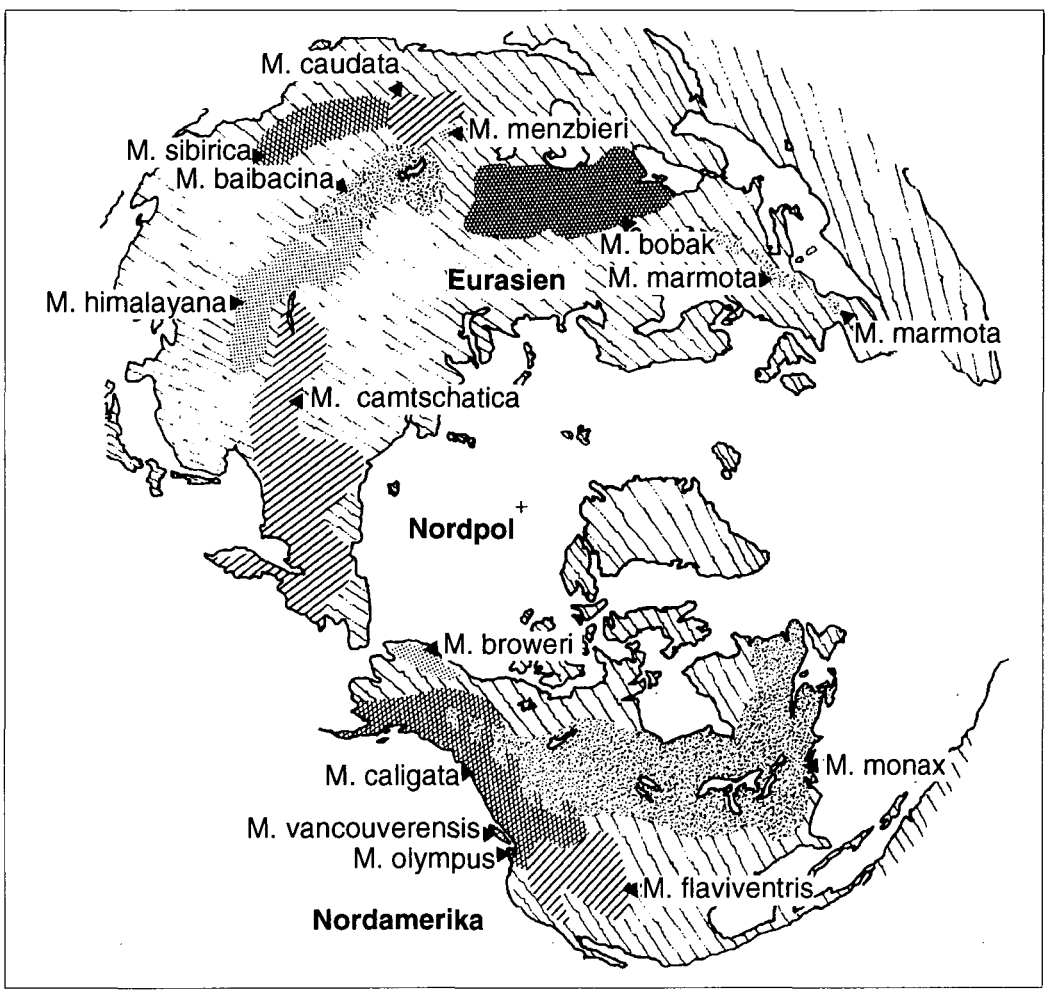

Abb. 1:
Zirkumpolare Verbreitung der Gattung *Marmota* (modifiziert nach BARASH 1989).

Eine genauere Kenntnis der Kladogenese (Artaufspaltung) innerhalb der Gattung *Marmota* ist vor allem in Hinblick auf die folgenden Fragen wünschenswert:

1) Die Ausbreitungsgeschichte. Hier gilt es zu klären, ob sich das Entstehungs- und Ausbreitungszentrum der Gattung in Nordamerika oder in Zentralasien befindet.

2) Die Entstehung hochsozialen Verhaltens. Innerhalb der Gattung *Marmota* findet sich ein weites Spektrum sozialer Organisation, welches von den solitär lebenden Waldmurmeltieren (*M. monax*) bis zu hochsozialen Arten wie dem Alpenmurmeltier (*M. marmota*) reicht (ARNOLD 1990a,b; BLUMSTEIN & ARMITAGE 1999). Merkmale hochsozialen Verhaltens sind z. B. die gemeinsame Nutzung von Bauen durch eine Familiengruppe, gemeinsamer Winterschlaf mit sozialer Thermoregulation oder ein Paarungssystem basierend auf nur einem an der Fortpflanzung beteiligten Weibchen pro Gruppe. Diese Verhaltensanpassungen ermöglichen das Überleben unter rauhen klimatischen Bedingungen, entweder in hochgelegenen Regionen oder nördlichen Breitegraden. Es erhebt sich nun die Frage, ob das bei den meisten heute lebenden Arten vorherrschende hochsoziale Verhalten sich bereits in der gemeinsamen Stammart der Gattung *Marmota* entwickelt hat. In diesem Fall wäre das Verhaltensmuster der solitär lebenden Art *M. monax* sekundär entstanden. Alternativ könnte angenommen werden, daß das Verhaltensmuster von *M.*

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

monax den ursprünglichen Typ repräsentiert, welcher auch für die nächstverwandte Gruppe der Erdhörnchen charakteristisch ist.

Demzufolge wäre das hochsoziale Verhalten sowohl der amerikanischen als auch der eurasischen Murmeltierarten als relativ neue Anpassung an eiszeitliche Bedingungen zu werten.

Methodik

Eine moderne Methode zur Aufklärung von stammesgeschichtlichen Verwandtschaftsbeziehungen ist die Sequenzanalyse von Makromolekülen (Proteine oder Nukleinsäuren). Durch Vergleich der aus unterschiedlichen Arten gewonnenen Sequenzen ist es möglich, die Zahl der Unterschiede zu bestimmen und auf diese Weise den Verwandt-

Abb. 2a–2c:
Nordamerikanische Murmeltierarten:
a) *M. olympus*
b) *M. flaviventris*
c) *M. caligata*

Fotos: W. Pinsker

Abb. 2a

Abb. 2b

Abb. 2c

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

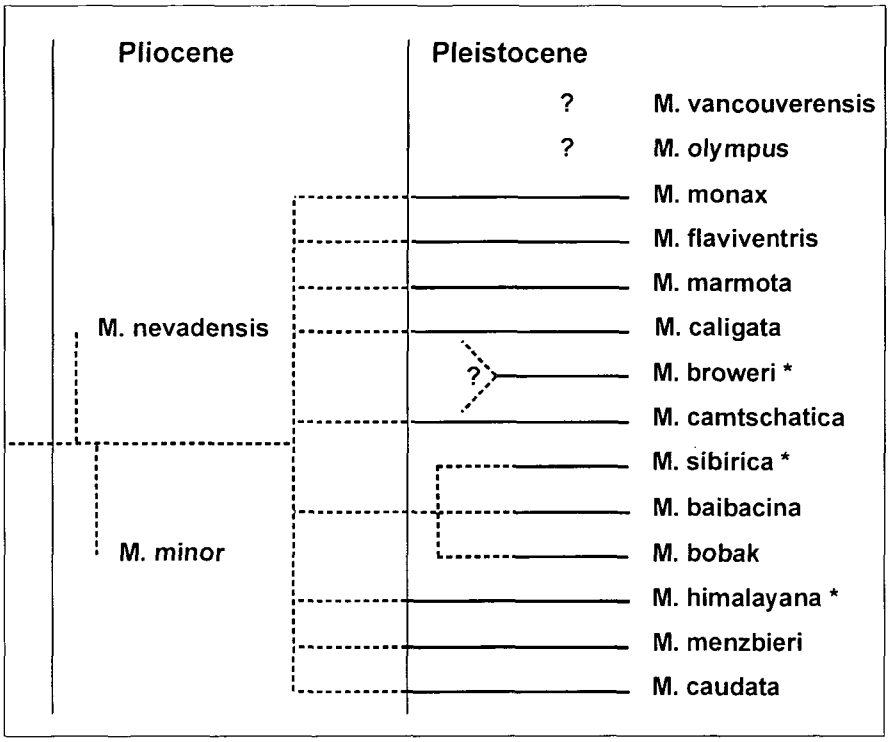

Abb. 3: Phylogenie der Gattung *Marmota* auf der Basis morphologischer Merkmale (modifiziert nach Bibikow 1996). Die Artaufspaltung innerhalb der Gattung bleibt weitgehend ungeklärt. Die mit einem * bezeichneten Arten standen für unsere Untersuchung nicht zur Verfügung.

Abb. 4: Alignment der ersten 80 bp des Cytochrom-b Gens. Die erste Zeile enthält die Sequenz von *M. bobak*, davon abweichende Positionen sind rot oder blau (bei drei verschiedenen Basen an der betreffenden Position) gekennzeichnet. Die Basen der DNA sind wie folgt abgekürzt: a = Adenin, g = Guanin, c = Cytosin, t = Thymin. Variable Positionen geben Auskunft über den Verwandtschaftsgrad. Die Sequenzen der nahe verwandten Arten *M. vancouverensis* und *M. caligata* unterscheiden sich im gezeigten Abschnitt an 4 Positionen, jene von *M. vancouverensis* und *M. marmota* an 11 Positionen.

schaftsgrad zu quantifizieren. Ein Beispiel eines solchen Sequenzvergleichs ist in Abb. 4 zu sehen. Es handelt sich dabei um den Vergleich von Abschnitten des mitochondrialen Genoms, die für das Protein Cytochrom b kodieren.

In der molekularen Evolutionsforschung ist es von der jeweiligen Fragestellung abhängig, welche Sequenz als phylogenetischer Marker zum Einsatz kommen soll. Für nahe verwandte Arten und Taxa unterhalb des Artniveaus hat sich die Untersuchung von Genen aus den Mitochondrien besonders bewährt. In eukaryontischen Zellen (d. h. Zellen mit einem echten Zellkern) findet sich Erbinformation (DNA) nicht nur im Kern, sondern auch in den für die Energieproduktion zuständigen Organellen des Cytoplasmas, den Mitochondrien (Abb. 5). Dieser auch als mtDNA bezeichnete Teil der Erbinformation hat die Eigenschaft, sich im Laufe der Evolution besonders rasch durch Mutationen zu verändern. Für die Verwandtschaftsbestimmung zwischen den nahe verwandten Murmeltierarten erschien daher eine Untersuchung des Cytochrom b Gens aus den Mitochondrien als geeignete Methode. Die Länge dieses Gens beträgt 1140 Basenpaare (bp).

Ein Problem bei der Durchführung des Projekts ergab sich bei der Beschaffung des Probenmaterials. Während es beispielsweise ohne weiteres möglich war, vom Alpenmurmeltier im Zuge der jagdlichen Nutzung Organproben zu erhalten, stieß dies bei anderen Arten auf erhebliche Schwierigkeiten. So ist die auf wenige Areale in Vancouver Island (Kanada) beschränkte Art *M. vancouverensis* mit einem Restbestand von etwa 100 Individuen akut vom Aussterben bedroht. Die nahe verwandte Art *M. olympus* ist zwar nicht gefährdet, kommt aber nur innerhalb des Olympic National Park (USA) vor und ist dort ganzjährig geschützt. In beiden Fällen mußte daher auf weniger geeignetes Probenmaterial zurückgegriffen werden. Im Fall von *M. vancouverensis* wurden von lebenden Tieren gewonnene Haare als DNA-Quelle verwendet, bei *M. olympus* waren es Hautstücke aus Museumsmaterial. Mit Hilfe der PCR-Technik (Polymerase-Kettenreaktion) ist es möglich, DNA-Moleküle aus einer geringen Menge an Ausgangsmaterial zu vermehren. Dabei wird der Replikationsprozeß (Verdoppelung) der DNA-Doppelhelix, so wie er auch in der lebenden Zelle vor jeder Teilung stattfindet, im Reagenzglas durchgeführt, wobei (zumindest theoretisch) jede Replikationsrunde eine Verdoppelung des Zielgens zur Folge

```
                  ----+----1----+----2----+----3----+----4----+----5----+----6----+----7----+----8
M. bobak          atgacaaacacccgcaaaacccaccctctaattaaaattattaatcactcctttattgatttacctgcaccctctaatat
M. baibacina      atgacaaacatccgcaaaacccaccctctaattaaaattattaatcattcctttattgatttacctgcaccctctaatat
M. camtschatica   atgacaaacacccgcaaaactcaccctctaattaaaatcattaatcactccttcattgatttacctgcaccctctaatat
M. menzbieri      atgacaaacacccgacaaaaccatcctctaatcaaaattatcaaccactcctttattgatttacccgcaccctctaatat
M. caudata        atgacaaacacccgcaaaacccatcctctaattaaaattatcaaccactcctttattgatttacccacaccctctaatat
M. marmota        atgacaaacacccgcaaaacccaccctctaataaaaatcattaatcgctcccttattgatttacccgcaccctctaatat
M. monax          atgacaaacacccgcaaaacccatcctctatttaaaattattaaccactcctttattgacctacctgcaccctctaatat
M. flaviventris   atgacaaacacccgcaaaacccaccctttaattaaaattattaatcactccttcattgatttacctgcgccctccaacat
M. vancouverensis atgacaaacactcgcaaaacccatcctttaattaaaattataaatcactccttcattgatttacctacgccctctaatat
M. caligata       atgacaaacactcgtaaaacccatcctttaattgaaattattaatcactccttcattgatttacctgcgccctctaatat
S. richardsonii   atgacaaacatccgcaaaactcaccctttaattaaaatcgtcaaccactccttcatcgacttacccgcaccctccaacat
```

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

hat. Auf diese Weise gelang es, sogar aus fast 50 Jahre alten Hautstücken Kopien des mitochondrialen Cytochrom b Gens für die Sequenzanalyse zu erhalten. In derart altem Material ist allerdings durch Abbauprozesse die DNA in kleinere Fragmente zerteilt. Dadurch ist es nicht möglich, so wie bei frischem Material das gesamte Gen in einer PCR-Amplifikation (mehrere Replikationsrunden) zu vermehren. Es wird daher versucht, kleinere Bruchstücke einzeln zu amplifizieren. Bei der nordamerikanischen Art M. *olympus* gelang dies nur mit einer Teilsequenz des Cytochrom b Gens.

Bei der Sequenzanalyse wird der mittels PCR vermehrte Sequenzabschnitt weiter untersucht und die genaue Abfolge der einzelnen Bausteine (Basen bzw. Nukleotide) bestimmt. Als Ergebnis erhält man die genetische Information in Form einer Basensequenz. Das Alphabet, in dem diese Information verfaßt ist, kennt vier „Buchstaben": die Basen Adenin (A), Thymin (T), Guanin (G) und Cytosin (C). Sequenzanalysen wurden an den Cytochrom b Genen von 10 Murmeltierarten durchgeführt, die Sequenz von M. *flaviventris* ist der Arbeit von THOMAS & MARTIN (1993) entnommen. Ein Vergleich dieser Sequenzen zeigt, daß manche nur geringe Unterschiede aufweisen (z. B. M. *vancouverensis* und M. *caligata*: 1.8%), andere hingegen sich sehr stark voneinander unterscheiden (z. B. M. *vancouverensis* und M. *marmota* 10.4%). Daraus kann man bereits grob auf den Grad der Verwandtschaft schließen. Für eine Rekonstruktion der Kladogenese, der Reihenfolge der Artaufspaltungsereignisse im Laufe der Evolution, ist jedoch eine genauere Analyse erforderlich. Ein dazu geeignetes Rechenverfahren ist die „Maximum Parsimony"-Methode. Dabei wird versucht, alle verfügbaren Sequenzen der rezenten Arten durch Annahme von Mutationsschritten (Umwandlung von Basen) ineinander überzuführen. Als Ergebnis erhält man ein komplexes Netzwerk, welches die verschiedenen Sequenzen miteinander verbindet. Für jeden Abschnitt des Netzwerks wird die Anzahl der anzunehmenden Mutationen errechnet. Natürlich gibt es für diesen Rechenvorgang mehrere Lösungen. Die „Maximum Parsimony"-Methode (SWOFFORD 1993) wählt nun nach dem – wie der englische Name sagt – Prinzip der größten Sparsamkeit jenes Netzwerk aus, welches mit der geringsten Anzahl anzunehmender Mutationen auskommt. Die Lösung, welche die wenigsten Zusatzannahmen (= Mutationen) benötigt, gilt als die wahrscheinlich richtige.

Um die so festgestellten Verwandtschaftsbeziehungen zwischen den Sequenzen phylogenetisch interpretieren zu können, ist es notwendig, das Netzwerk in ein Dendrogramm überzuführen, welches als Stammbaum der untersuchten Arten aufgefaßt werden kann. Die Position der Wurzel des Stammbaums

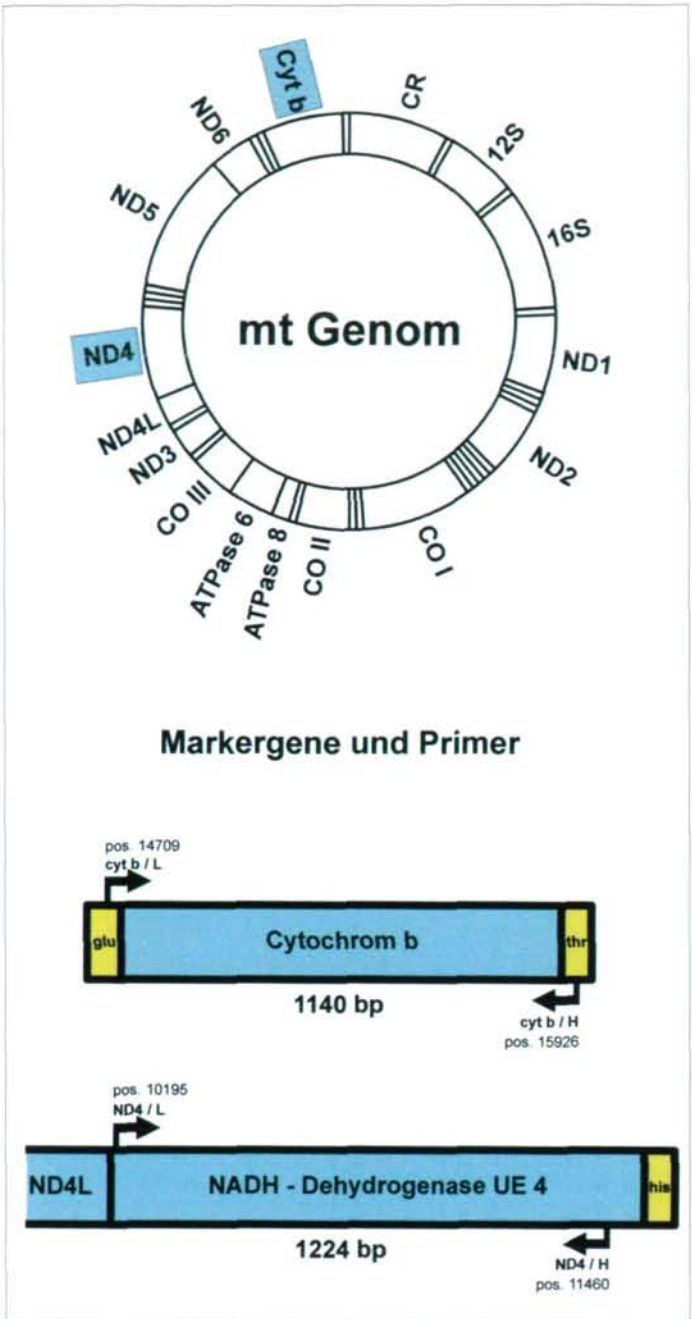

Abb. 5: Mitochondriales Genom und Bindungsstellen der PCR-Primer. Das mitochondriale Genom der Säugetiere ist ein ringförmiges DNA-Molekül von 16.000 bp Länge. Es enthält die Information für 13 proteinkodierende Gene, 2 rRNAs und 22 tRNAs sowie eine Kontrollregion. Die untersuchten Gene (Cytochrom b und NADH-Dehydrogenase UE 4) sind blau markiert, die flankierenden tRNA-Gene gelb. Die Bindungsstellen für die PCR-Primer, die für die Amplifikation der Gene Cyt-b und ND4 verwendet wurden, sind durch Pfeile gekennzeichnet.

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

erhält man dadurch, daß man eine weitere Sequenz einer entfernt verwandten Art als Außengruppe in die Berechnung einbezieht. In unserem Fall wurde dafür die Sequenz des Cytochrom b Gens der amerikanischen Erdhörnchenart *Spermophilus richardsonii* (THOMAS & MARTIN 1993) verwendet.

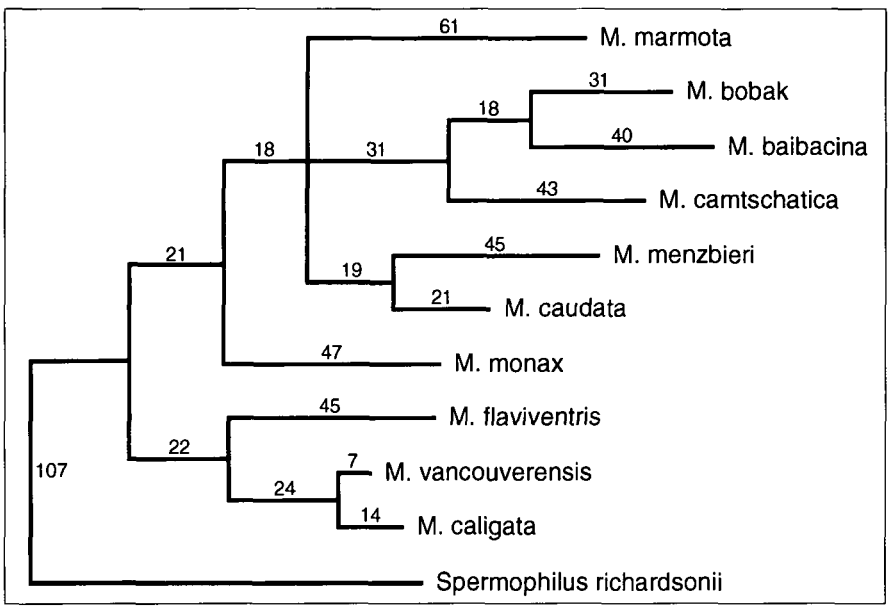

Abb. 6: Molekularer Stammbaum der Gattung *Marmota*. Das "Maximum Parsimony"-Dendrogramm wurde auf der Basis der Cytochrom-b Sequenzdaten erstellt. Die Sequenz von *Spermophilus richardsonii* wurde als Außengruppe verwendet. Die Zahlen bezeichnen die Mutationsschritte auf dem jeweiligen Ast.

Ergebnisse und Diskussion

In dem auf den Cytochrom b Daten basierenden Stammbaum (Abb. 6) kann man innerhalb der Gattung *Marmota* zwei distinkte Stammlinien unterscheiden: 1) eine rein nordamerikanische Linie, und 2) eine aus den eurasischen Arten und der nordamerikanischen Art M. *monax* bestehende Linie. Die Position der Art M. *monax* als Verwandte der eurasischen Murmeltiere kommt überraschend, wird aber durch die Untersuchung einer weiteren Sequenz von 1224 bp Länge, einem internen Abschnitt des Gens für die NADH-Dehydrogenase Untereinheit 4 (ND4), bestätigt (KRUCKENHAUSER et al. 1999). Interessant ist innerhalb der eurasischen Verwandtschaftsgruppe die Stellung des Alpenmurmeltiers M. *marmota*, welches nicht näher mit dem geographisch benachbarten Steppenmurmeltier M. *bobak* verwandt zu sein scheint. Der Cytochrom b Stammbaum weist auf eine frühzeitige Abspaltung des Alpenmurmeltieres innerhalb der eurasischen Gruppe hin.

Wie stimmen die molekularen Daten nun mit anderen Befunden überein? In Abb. 7 sind die aus dem Cytochrom b Gen abgeleiteten Verwandtschaftsverhältnisse karyologischen Befunden gegenübergestellt. Die Position der nordamerikanischen Art M. *olympus* wurde aufgrund einer Teilsequenz festgelegt, da aus dem alten Material nicht das gesamte Cytochrom b Gen gewonnen werden konnte. Die diploiden Chromosomenzahlen variieren innerhalb der Gattung von 38 bis 42. Wie der Vergleich zeigt, stimmt die Verteilung der Chromosomenzahlen gut mit der auf der Basis der Cytochrom b Daten getroffenen Unterteilung in zwei Stammlinien überein. Die Arten des rein nordamerikanischen Clusters besitzen (mit Ausnahme von M. *olympus*) 42 Chromosomen, in dem aus den eurasischen Arten und M. *monax* bestehenden Cluster hingegen 38 (mit Ausnahme von M. *camtschatica*). Da in der Karyotypenevolution ein genereller Trend in Richtung zur Verringerung der Chromosomenzahlen durch zentrische Fusionen akrozentrischer Chromosomen festzustellen ist, kann davon ausgegangen werden, daß es sich bei der Chromosomenzahl 38 um ein abgeleitetes Merkmal handelt. Dies würde wieder die phylogenetische Verwandtschaft von M. *monax* mit den eurasischen Arten bestätigen.

Die Position von M. *monax* an der Basis des eurasischen Clusters bedeutet auch, daß die Gattung *Marmota* ihren Ursprung in Nordamerika haben muß, wofür auch Fossilfunde der Stammarten M. *vetus* und M. *minor* aus dem frühen Pliozän sprechen. Aus Eurasien hingegen sind keine Murmeltierfunde aus der Zeit vor dem späten Pliozän bekannt. Man kann daraus schließen, daß die Murmeltiere Eurasien über die Beringstraße besiedelt haben. Die Alpen und somit das Verbreitungsgebiet des Alpenmurmeltieres M. *marmota* stünden somit am Ende dieser Wanderungsroute.

In Abb. 7 ist auch eine grobe Klassifikation des Sozialverhaltens angegeben. Dabei wird ersichtlich, daß an der Basis beider Cluster jeweils eine Art mit mittlerer (M. *flaviventris*) bis schwach (M. *monax*) entwickelter Sozialität steht, ähnlich jener der nächstverwandten Gattung der Erdhörnchen. Daraus kann geschlossen werden, daß die Sozialstruk-

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

tur dieser beiden Arten dem Verhaltenstyp der gemeinsamen Stammart entspricht. Hohe Sozialität wäre damit ein abgeleitetes Verhaltensmuster, welches sich in den beiden getrennten Stammlinien (eurasische Murmeltiere bzw. Murmeltiere aus dem gebirgigen Nordwesten Amerikas) unabhängig entwickelt hat. Folgendes Szenario wäre vorstellbar: Die Murmeltiere des Pliozän lebten in den Savannen im Zentralbereich Nordamerikas unter Bedingungen, wie sie heute M. *monax* vorfindet. Die Ausbreitung in höher bzw. weiter nördlich gelegene Gebiete führte zu selektiver Anpassung in Richtung einer mehr geselligen Sozialstruktur. Später kam es im Zuge einer immer weiter vordringenden Vereisung möglicherweise zur Abtrennung von Randpopulationen im Norden. Auch auf dem Höhepunkt der Eiszeiten blieb dort eine eisfreie Landmasse, Beringia genannt, bestehen und bildete eine Landbrücke zwischen Alaska und Asien. In dieser baumfreien Permafrostzone herrschten Bedingungen, die jenen im heutigen Verbreitungsgebiet vieler hochsozialer Murmeltierarten der Paläarktis ähnlich sind. Es ist möglich, daß die dort eingeschlossenen Murmeltierpopulationen einem Selektionsdruck ausgesetzt waren, der zur Entwicklung hochsozialen Verhaltens als Anpassung an die extreme Kälte geführt hat. Von der Beringia könnte die Kolonisation Eurasiens ihren Ausgang genommen haben, gefolgt von der Artaufspaltung in die heute dort lebenden, hochsozialen Murmeltierarten. Die Beringia-Population wurde hingegen durch den Anstieg des Meeresspiegels während einer der Zwischeneiszeiten ausgelöscht. Bei der Entstehung des hochsozialen Verhaltens der nordwest-amerikanischen *caligata*-Gruppe (M. *caligata*, M. *olympus*, M. *vancouverensis*) könnte sich nach der Abspaltung von M. *flaviventris* ein ähnlicher Prozeß in einer späteren Vereisungsperiode wiederholt haben. Diesmal war jedoch eine Ausbreitung von der Beringia nach Eurasien nicht mehr möglich, da die Habitate dieses Kontinents bereits von den früher eingewanderten Murmeltierarten besetzt waren. Aufgrund ihrer im rauhen Klima entwickelten hohen Sozialität war diese Population jedoch in der Lage, in die südlich gelegenen Gebirgsregionen auszuweichen, wo es zur Radiation in die heute lebenden Arten der *caligata*-Gruppe kam. Eine alternative Erklärung basiert auf der Hypothese, daß sich die Stammart der *caligata*-Gruppe in Gebirgsregionen südlich der vereisten Zone entwickelte und anschließend nach Norden ausbreitete. In beiden Fällen muß man jedoch davon ausgehen, daß sich die hohe Sozialität der eurasischen bzw. nordwestamerikanischen Murmeltierarten zweimal unabhängig als Anpassung an extreme Klimabedingungen entwickelt hat.

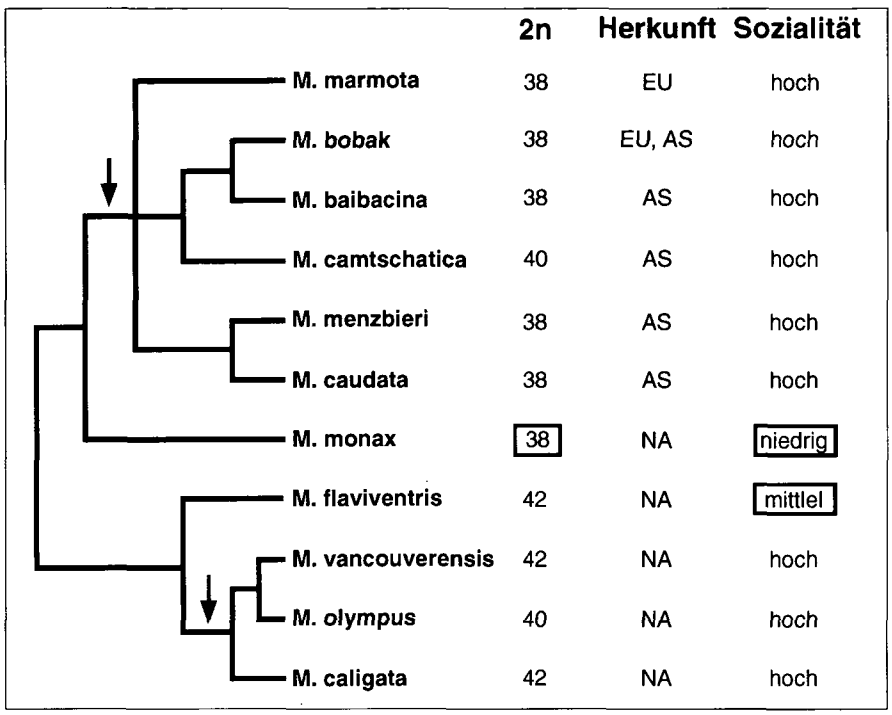

Abb. 7:
Vergleich von molekularer Phylogenie, Chromosomenzahlen, geographischer Herkunft und Grad der Sozialität. Die Unterteilung der Gattung in zwei distinkte Artengruppen ist klar erkennbar.
Die Zugehörigkeit der nordamerikanischen Art *M. monax* zu der eurasischen Artengruppe wird durch die Chromosomenzahlen (Hoffmann & Nadler 1968; Rausch & Rausch 1971) bestätigt. In beiden Artengruppen steht eine Art mit mittlerer (*M. flaviventris*) bzw. niedriger Sozialität (*M. monax*) an der Basis. Daraus geht hervor, daß sich hochsoziales Verhalten in der Evolution der Murmeltiere zweimal unabhängig entwickelt haben muß (Pfeile).

Danksagung

Die vorliegende Arbeit wurde vom FWF im Rahmen des Projektes P11840-GEN gefördert. Unser besonderer Dank gilt K.B. Armitage (Lawrence), A. Bryant (Nanaimo), N.A. Formozov (Moscow), J. Kenagy (Seattle), M. Preleuthner (Vienna), M. Roggendorf (Essen) und E.I. Zholnerovskaya (Novosibirsk) für die Überlassung von Probenmaterial der verschiedenen Murmeltierarten für diese Untersuchung sowie I. Gerstl und E. Kehrer für ausgezeichnete technische Unterstützung.

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Zusammenfassung

Die Gattung *Marmota* umfaßt 6 nordamerikanische und 8 eurasische Arten. Die Phylogenie von 11 Arten wurde auf der Basis der Gesamtsequenz (1140 bp) des mitochondrialen Gens für das Protein Cytochrom b rekonstruiert. Das Ausgangsmaterial für die DNA-Extraktion bestand aus Gewebeproben der Leber, Hautstücken oder Haaren. In der aus der Sequenz abgeleiteten Artenphylogenie sind zwei distinkte Cluster erkennbar: Ein Cluster besteht aus den nordwestamerikanischen Arten, der andere aus den eurasischen Arten und der nordamerikanischen Art *M. monax*. Die Zugehörigkeit von *M. monax* zur Gruppe der eurasischen Arten wird durch Befunde über die Chromosomenzahlen bestätigt. Die Ergebnisse sind von besonderem Interesse in bezug auf die Evolution der Sozialsysteme in der Gattung *Marmota*, welche von solitären Arten (*M. monax*) bis zu hochsozialen, in Familiengruppen lebenden Arten (z. B. *M. marmota*) variiert. Die molekulare Phylogenie zeigt, daß sich hohe Sozialität in der Gattung *Marmota* zweimal unabhängig entwickelt haben muß.

Literatur

ARNOLD W. (1990a): The evolution of marmot sociality: I. Why disperse late? — Behav. Ecol. Sociobiol. **27**: 229-237.

ARNOLD W. (1990b): The evolution of marmot sociality: II. Costs and benefits of joint hibernation. — Behav. Ecol. Sociobiol. **27**: 239-246.

BARASH D.P. (1989): Marmots. — Stanford University Press, Stanford, CA, California.

BIBIKOW D.I. (1996): Die Murmeltiere der Welt. — Die Neue Brehm-Bücherei Bd. **388**. Westarp Wissenschaften, Magdeburg, Germany.

BLUMSTEIN D.T. & K.B. ARMITAGE (1999): Cooperative breeding in marmots. — Oikos **84**: 369-382.

HOFFMANN R.S. & C.F. NADLER (1968): Chromosomes and systematics of some North American species of the genus *Marmota* (Rodentia: Sciuridae). — Experientia **24**: 740-742.

KRUCKENHAUSER L., PINSKER W., HARING E. & W. ARNOLD (1999): Marmot phylogeny revisited: molecular evidence for a diphyletic origin of sociality. — J. Zool. Syst. Evol. Research **37**: 49-56.

RAUSCH R.L. & V.R. RAUSCH (1971): The somatic chromosomes of some North American marmots (Sciuridae), with remarks on the relationships of *Marmota broweri* HALL and GILMORE. — Mammalia **35**: 85-101.

SWOFFORD D. (1993): PAUP: phylogenetic analysis using parsimony, version 3.1.1. — Illinois Natural History Survey, Champaign, IL, USA.

THOMAS W.K. & S.L. MARTIN (1993): A recent origin of marmots. — Mol. Phylgenet. Evol. **2**: 330-336.

Anschriften der Verfasser:

Mag. Luise KRUCKENHAUSER
Ao.Univ-Prof. Dr. Wilhelm PINSKER
Institut für Medizinische Biologie, AG Allg. Genetik
Medizinische Fakultät der Universität Wien
Währingerstr.10
A-1090 Wien
Austria
e-mail: Luise.Kruckenhauser@univie.ac.at,
Wilhelm.Pinsker@univie.ac.at

Mag. Dr. Elisabeth HARING
Erste Zoologische Abteilung, Chemosystematik
Naturhistorisches Museum Wien
Burgring 7
A-1014 Wien
Austria
e-mail:
Elisabeth.Haring@univie.ac.at

O.Univ.-Prof. Dr. Walter ARNOLD
Forschungsinstitut für Wildtierkunde und Ökologie
Veterinärmedizinische Universität Wien
Savoyenstr. 1
A-1160 Wien
Austria
e-mail:Walter.Arnold@vu-wien.ac.at